Revue suisse Zool.	Tome 89	Fasc. 4	p. 941-955	Genève, décembre 1982

Schätzung der stadienspezifischen Dichten und Überlebensraten in einer Larvenpopulation von *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae)

von

M. ZIMMERMANN *, R. HAUSER * und J. HÜSLER **

Mit 3 Tabellen und 5 Abbildungen

Abstract

Estimation of stage-specific densities and survival rates of the immature stages in a population of Gerris lacustris **(Hemiptera: Gerridae).** — During the activity period 1979 the density of the five immature stages of the common European pondskater *Gerris lacustris* was estimated on a small pond in the garden of the Zoological Institute of the University of Berne. The method used was stratified random sampling. For most samples the Kruskal-Wallis-test, a nonparametric analysis of variance, didn't reveal any significant differences in mean densities between the three strata. Overall larval density reached a peak by mid-June to mid-July. Afterwards density declined up to the end of August. From the beginning of September we found again an increase which indicated a second partial generation. We could show that a small proportion of the earliest summer females were able to reproduce shortly after moulting. The majority of the members, however, stayed immature and the survivors did only reproduce in the following spring after an overwintering diapause.

Based on the density of reproducing summer females and the stage-specific density estimates, the two generations were (somewhat artificially) separated. Stage-specific survival rates were estimated for the two groups. The survival proved to be higher for all stages of the first generation than for the corresponding stages of the second. Overall

* Zoologisches Institut, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

** Institut für mathematische Statistik und Versicherungslehre, Sidlerstrasse 5, CH-3012 Bern, Schweiz.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

mortality for the immature stages (from L_1 to adult) was estimated to be 83% and 89% respectively. Based on the stage-specific densities stage durations and numbers entering the different stages (adults included) were estimated. The estimates both for overall mortality and recruitment into the adult stage were in excellent correspondence with values for the same parameters obtained by more direct methods. The assumptions which have to be verified in order that the estimation procedure can be applied are shortly discussed.

EINLEITUNG

Die Dynamik der Imaginalpopulationen von europäischen Gerriden wurde bereits von verschiedenen Autoren quantitativ untersucht (Vepsäläinen 1971, Matthey & Fiora 1979, Matthey 1981).

Die Beobachtungen zur Dynamik der Larvenpopulationen, die bisher publiziert wurden, sind demgegenüber eher qualitativer Natur und beschränkten sich im wesentlichen auf die Zusammensetzung aus den fünf Larvenstadien. Brinkhurst (1966) versuchte unseres Wissens als erster, die Dichte der Larvenstadien einer Gerridenart mit Hilfe von Quadratfängen quantitativ zu erfassen. Spence & Scudder (1980) schätzten die Dichte der verschiedenen Stadien von mehreren kanadischen Gerris- und Limnoporusarten gestützt auf sogenannten „timed-catch samples".

Im Rahmen einer mehrjährigen Untersuchung zur Dynamik der Imaginalpopulationen von *Gerris lacustris* auf vier kleinen Teichen (Abb. 1) im Garten unseres Instituts wurde 1979 auch die Dynamik der Larvenpopulation auf dem grössten dieser Teiche quantitativ erfasst. In dieser Arbeit beschränken wir uns auf die Darstellung dieser Teiluntersuchung. Allgemeine Angaben zur Dynamik der Imaginalpopulationen, deren Phänologie und deren Voltinismus geben Zimmermann & Hauser (in Vorb.) und Hauser (1982). Zentrales Anliegen dieser Arbeit war die Schätzung der stadienspezifischen Dichten im Jahreslauf. Aufbauend auf diesen Schätzwerten sollten die stadienspezifischen Überlebensraten, die Stadiendauer und die stadienspezifischen Neueintritte (inkl. das Imaginalstadium) ermittelt werden. Für Freilandpopulationen von Gerriden sind uns keine solchen Angaben in der Literatur bekannt.

MATERIAL UND METHODEN

Untersuchungsgewässer: Beim gewählten Teich handelt es sich um ein rechteckiges Betonbecken (7¾ × 3 m) (Abb. 1), das vor fünfzig Jahren erstellt worden ist und sich seither zu einem durchaus natürlichen und wenig gestörten Biotop mit reichem Pflanzen- und Tierleben entwickelt hat. Die Erstbesiedlung durch Wasserläufer der Art *Gerris lacustris* dürfte sich seinerzeit durch Einflug von Imagines ergeben haben. Seit Jahren besteht eine individuenreiche, autochthone Population, die alljährlich durch einige wenige langflüglige (LW) Immigranten verstärkt wird (Zimmermann & Hauser, in Vorb.).

Stichprobenentnahme: Für die Schätzung der Larvendichte benützten wir eine flächenbezogene Erhebungsmethode, die sog.

Quadratfangmethode. Vor dem Erscheinen der ersten Larven spannten wir eine gut sichtbare Kunststoffschnur ca. 10 cm unter der Wasseroberfläche auf und teilten die Teichfläche so zuerst in drei Schichten (Strata) von je einem Meter Breite und diese

darauf in Teilflächen von je einem Quadratmeter (Abb. 1). Zur Entnahme einer Einzelstichprobe (= Stichprobeneinheit) diente uns ein quadratischer Rahmen aus Balsaholz mit einer Grundfläche von 0,25 m², der auf das Wasser abgesetzt wurde. Die Stichproben wurden von Anfang Juni bis Ende Oktober in wöchentlichen Zeitabständen entnommen.

Pro Gesamtstichprobe an einem bestimmten Datum wurden 15 Stichprobeneinheiten entnommen, je fünf aus jeder Schicht. Die jeweiligen Positionen innerhalb der drei Schichten wurden durch zweistellige Zufallszahlen bestimmt: die erste Ziffer gab das abgegrenzte Quadrat, in dem der Rahmen abgesetzt werden sollte, die zweite die

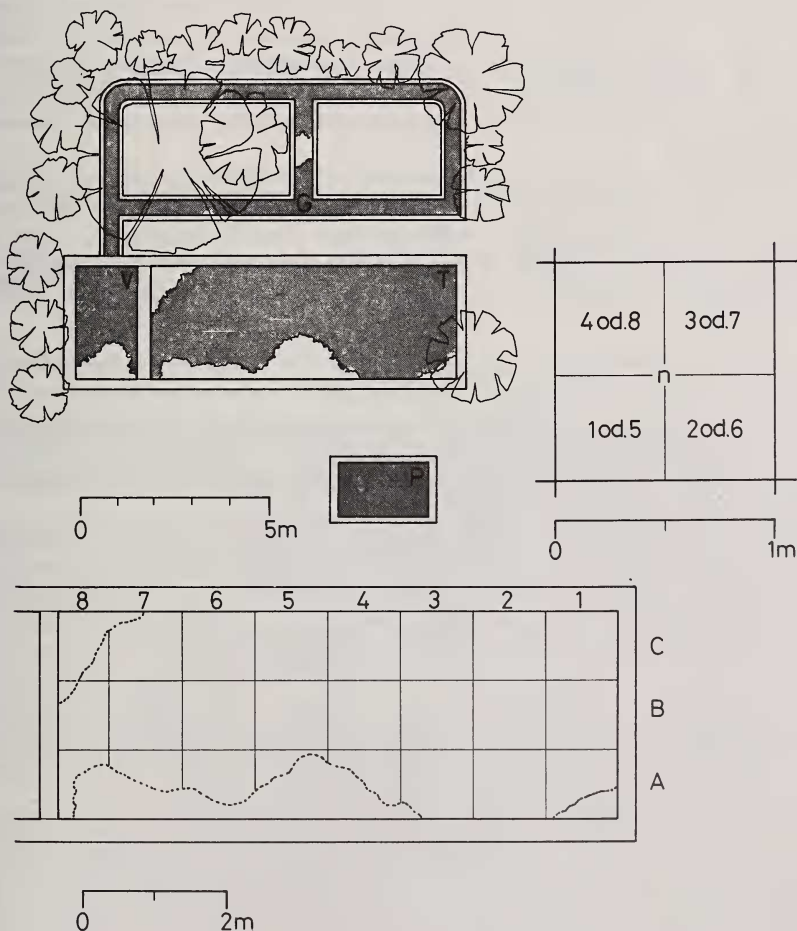


Abb. 1.

Planskizze der Teichanlage im Garten des Zoologischen Instituts (oben). Schichtenbildung (Schichten A, B und C) im Beobachtungsteich (T) (unten). Positionen der Stichprobeneinheiten in den abgegrenzten Teilflächen, wie sie mit Hilfe von zweistelligen Zufallszahlen (nj) ermittelt wurden (n, j = 1, . . . , 8) (Mitte, rechts).

genaue Position innerhalb dieser Fläche an (Abb. 1). Aus den abgegrenzten Teilflächen wurde pro Stichprobe höchstens eine Stichprobeneinheit entnommen. Entnahmefehler, die durch Störung der Larven in der Nachbarschaft verursacht wurden, sollten so möglichst vermieden werden.

Eine Schichtenbildung wird von PIELOU (1974) empfohlen, „whenever there are reasons to believe, that individuals are more crowded in some parts than in others". Nach BRINKHURST (1966), VEPSÄLÄINEN & JÄRVINEN (1974) und MATTHEY (1976*a*, 1981) kann die Verteilung der verschiedenen Stadien tatsächlich ungleichmässig sein. Dank der Schichtenbildung hatten wir Gewähr, dass unsere 15 Stichprobeneinheiten mehr oder weniger über den ganzen Teich verteilt waren.

Die gefangenen Larven wurden den entsprechenden Stadien zugeordnet, gezählt und darauf sofort wieder in dem Quadrat, in dem sie gefangen worden waren, ausgesetzt. Damit konnte der in den Sammelbecken stets auftretende Kannibalismus vermieden werden. Der an drei verschiedenen Fangdaten durchgeführte Vergleich zwischen dem geschilderten Vorgehen und einem anderen, bei dem die gefangenen Larven bis zum Ende der Stichprobenentnahme in Becken zurückbehalten wurden, ergab keine Unterschiede im Sammelergebnis.

Unabhängig von diesen Stichproben wurden wöchentlich ca. 80 bis 90% der aktiven Imagines gefangen und anlässlich ihres Erstfanges individuell markiert. Wiederfänge wurden in einem Fangkalender (= Wiederfangprotokoll) festgehalten. Aus diesen Protokollen konnten wir zusätzliche Vergleichsinformationen über die Imagines (minimale Produktion, Altersaufbau, ungefähre Dichte fortpflanzungsfähiger Individuen usw.) entnehmen.

Statistik: Die Primärdaten wurden zunächst mit einem verteilungsunabhängigen Analogon zu einer Varianzanalyse, dem Kruskal-Wallis-Test (SOKAL & ROHLF 1981), auf allfällige Verteilungsunterschiede der fünf Larvenstadien zwischen den drei Schichten geprüft. Anschliessend berechneten wir die mittleren stadienspezifischen Dichten pro Stichprobeneinheit und das entsprechende 95%-Vertrauensintervall nach den Formeln für einfache Zufallsstichproben (PIELOU 1974).

Für jede der beiden Teilgenerationen, die wir feststellen konnten (s. Resultate und Folgerungen), wurden darauf die stadienspezifischen Überlebensraten, die Stadiendauer und die Zahl der stadienspezifischen Neueintritte berechnet. Für diese Berechnungen diente uns die von MANLY (1976) erweiterte Methode von KIRITANI & NAKASUJI (1967). Diese Methode stützt sich auf die stadienspezifischen Dichtekurven. Zunächst mussten die Flächen unter diesen Kurven berechnet werden. Mit Hilfe dieser Flächen konnten die stadienspezifischen Überlebensraten direkt ermittelt werden. Schätzt man zusätzlich die tägliche Überlebensrate, die als konstant und gleich für alle Stadien angenommen wird, so können auch die Stadiendauer und die Zahl der Neueintritte in die einzelnen Stadien (das Imaginalstadium eingeschlossen) berechnet werden.

Die tägliche Überlebensrate (**k**) berechneten wir aus der Gesamtüberlebensrate ($S_{1\text{-}5} = S_1 \times \ldots \times S_5$) und der Entwicklungsdauer (**D**) vom ersten Larvenstadium bis zur Imago nach der Formel $\mathbf{k}^{\mathbf{D}} = \mathbf{S}_{1\text{-}5}$. Die Entwicklungsdauer schätzten wir analog zu Fox (1975), d.h. wir ermittelten zuerst das Zeitintervall zwischen dem ersten Auftreten von Erstlarven und von Imagines (D_1), darauf das Intervall zwischen den maximalen Dichten dieser beiden Stadien (D_2). Der erste Wert ist als Schätzung der Entwicklungsdauer wahrscheinlich zu klein, der zweite eher etwas zu gross; deshalb wurde als Schätzwert für die Entwicklungsdauer das arithmetische Mittel aus diesen beiden Werten genommen. Sämtliche Berechnungen konnten auf einem programmierbaren Taschenrechner durchgeführt werden.

RESULTATE UND FOLGERUNGEN

Die Erstbeobachtungen der einzelnen Stadien der Sommergeneration wurden nicht nur 1979, sondern, wenn auch weniger konsequent, während der ganzen vierjährigen Untersuchungsperiode zeitlich festgehalten. Die Daten sind in Tabelle 1 zusammengefasst. Wir stellen im Vergleich zwischen diesen Jahren eine gute Übereinstimmung im Zeitpunkt des Auftretens der frühen Larvenstadien fest. Die ersten Larven des ersten Stadiums (L_1) erschienen Ende Mai/Anfang Juni. Die ersten Imagines der Sommergeneration konnten Ende Juni/Anfang Juli, also ca. einen Monat nach den ersten Larven

TABELLE 1.

Erstbeobachtungen der verschiedenen Stadien in den vier Untersuchungsjahren.

		L_1	L_2	L_3	L_4	L_5	Imagines
Erstbeob-achtung	78	6.6.	6.6.	6.6.	—	—	29.6.
	79	28.5.	5.6.	5.6.	13.6.	25.6.	29.6.
	80	26.5.	—	—	20.6.	3.7.	17.7.
	81	28.5.	—	—	—	—	6.7.

beobachtet werden. Die starke Verspätung um gut zwei Wochen im Jahre 1980 ist zweifellos auf die langanhaltenden ungünstigen Witterungsbedingungen im Frühsommer zurückzuführen. 1981 verliessen die meisten Imagines, bedingt durch das überaus milde Wetter im März, zwei bis drei Wochen früher als üblich ihre ufernahen Winterquartiere, besiedelten die Teiche und begannen dementsprechend auch früher mit der Eiablage. Trotzdem traten die ersten Larven nicht früher als in den Vorjahren in Erscheinung. Für drei kanadische Gerris-Arten stellten SPENCE *et al.* (1980) relativ hohe Temperaturschwellen für die Eientwicklung fest. Die beobachtete Entwicklungsverzögerung könnte durchaus durch eine hohe Temperaturschwelle bei *Gerris lacustris* (die noch nachzuweisen ist) erklärt werden.

Für die meisten Sammeldaten lieferte der Kruskal-Wallis-Test keine Anhaltspunkte für Verteilungsunterschiede der fünf Larvenstadien zwischen den drei Schichten (Tab. 2).

Die Ergebnisse über die Grösse der Larvenpopulation, ihre Zusammensetzung und die stadienspezifischen Dichten sind in Abb. 2 und 3 dargestellt. Die wöchentlichen Stichproben erfassten jeweils eine konstante Wasserfläche ($15 \times 0,25$ m^2). Die jeweiligen Stichprobenumfänge (n) liefern uns damit untereinander vergleichbare Schätzwerte für die Grösse der Larvenpopulation, d.h. für die Gesamtlarvendichte. Diese stieg kurz nach dem Erscheinen der ersten Larven im Juni rasch an und erreichte Ende des Monats den maximalen Wert von ca. 100 Larven pro m^2 (ca. 350 pro $15 \times 0,25$ m^2 = 3,75 m^2). Bis ca. Mitte Juli blieb es bei dieser Dichte, dann sank sie bis Ende August auf ca. 1/5 ihres Maximalwertes ab, stieg im folgenden jedoch wieder bis Mitte September auf ca. 1/3 des Maximums an. Darauf war ein kontinuierlicher Rückgang der Gesamtlarvendichte zu verzeichnen. Erstlarven fanden wir bis Mitte Oktober, ältere Larvenstadien sogar bis zum Wintereinbruch. Larven, die sich bis zum Auftreten der ersten Nachtfröste

TABELLE 2.

Mittlere stadienspezifische Dichten. Die Trennung der beiden Generationen ist durch einen Querstrich gegeben. Larven oberhalb dieses Striches wurden zur ersten Generation, diejenigen unterhalb zur zweiten gezählt.

Datum	$\bar{n}$						
	L_1	L_2	L_3	L_4	L_5	Imagines 1. Teilgen.	Imagines 2. Teilgen.
13.6.	8,7	4,5	2,7	0,1	0	0	
19.6.	9,2*	2,5	4,2	1,2	0	0	
26.6.	15,4**	4,1**	1,1	2,6	0,4	0	
3.7.	7,6	4,5	2,4	1,5	1,6*	0	
10.7.	8,2	5,1	4,5	1,5	2,9	0,5	
19.7.	2,5	2,7	2,9	2,1	1,5	1,0	
31.7.	1,2	1,7	2,1	3,1	3,2	2,2	
7.8.	2,1	1,0	1,4*	1,3	2,9	4,3	
14.8.	1,7	1,1	1,3	1,1	1,9	5,9	
21.8.	3,5	0,7	0,5	0,9	0,9	3,3	
28.8.	1,7	1,5	1,1	0,5	0,4	4,0	
4.9.	3,2	1,6	0,9	0,3	0,8	2,7	
11.9.	3,6	1,9	1,3	0,7	0,9	2,3	0,6
18.9.	1,5	1,5	0,9	0,2	0,5	2,2	0,9
25.9.	0,3	0,7	0,7	0,5	0,5	1,2	0,9
2.10.	0,3	0,7	0,5	0,7	0,5	0,4	0,6
9.10.	0,1	0,6	0,4	0,5	0,4	0,3	1,0
16.10.	0,1	0	0,3	0,7	1,0	0,1	0,4
25.10.	0	0	0,1	0,3	0,5	0,1	0,5

$\bar{n}$: mittlere Dichte pro 0,25 m²

KRUSKAL-WALLIS-TEST zwischen den drei Schichten:
kein Zeichen: $P > 5\%$
*: $1\% < P < 5\%$
**: $P < 1\%$

nicht zu Imagines häuten konnten, gingen zugrunde. Sie können nicht überwintern (MATTHEY & FIORA 1979).

Der Altersaufbau der Larvenpopulation, wie er sich aus den Stichproben ergab, ist in Abb. 2 gegeben. Wie zu erwarten, traten die verschiedenen Stadien in einer zeitlichen Folge auf. Alle fünf Stadien zusammen wurden erstmals Ende Juni gefunden. Die Bimodalität in der Larvendichte, die sich bereits aufgrund der Stichprobenumfänge andeutete, war mindestens für die ersten beiden Stadien ganz deutlich ausgeprägt (Abb. 3).

Zeitweilige Rückgänge in der Dichte, wie derjenige bei den L_2 Mitte Juni (und zeitverschoben bei den älteren Stadien) und den L_1 Ende August dürften auf Schlechtwettereinbrüche zurückzuführen sein (Abb. 2 oben, Pfeile).

Der Wiederanstieg der Dichte der jungen Larven im August und ihre Präsenz bis weit in den Spätherbst hinein sind Hinweise für das Erscheinen einer zweiten Nachkom-

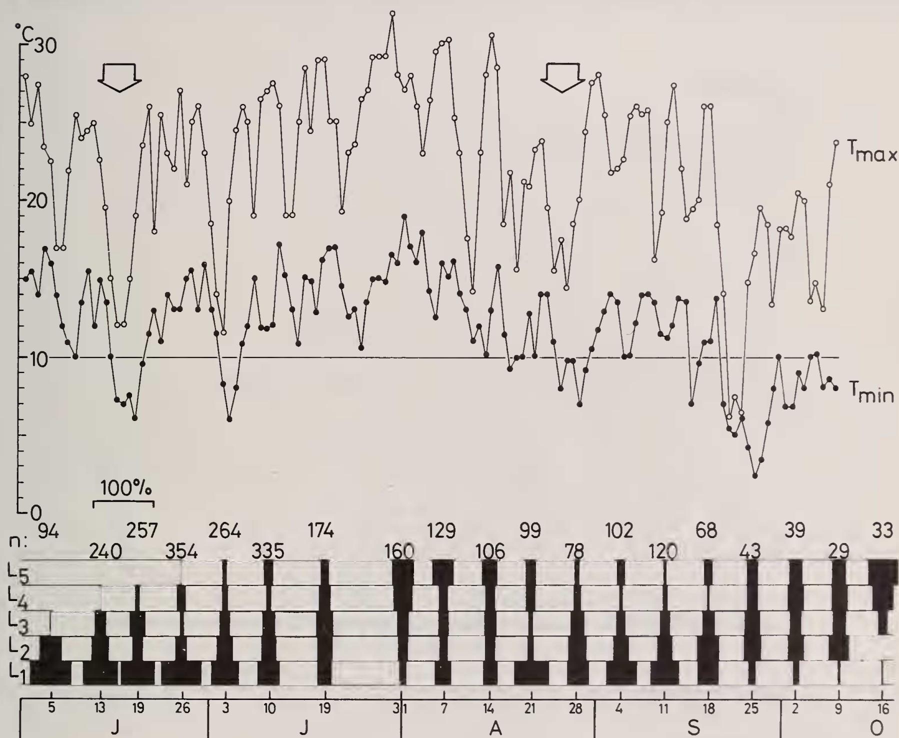


ABB. 2.

Altersaufbau der Larvenpopulation 1979, wie er aus den Stichproben ermittelt wurde (n = Stichprobenumfang). Oben sind die Maximal- und die Minimaltemperaturen, die von einer Wetterstation im Garten (ca. 1,5 m über dem Boden) aufgezeichnet wurden, wiedergegeben. Die beiden Pfeile kennzeichnen Schlechtwettereinbrüche.

mengeneration im gleichen Jahr. Diese Larven konnten unmöglich direkte Nachkommen der Frühlingsgeneration sein. Die letzten der wenigen im Hochsommer noch vorhandenen Weibchen dieser Generation waren bis Mitte August abgestorben (Abb. 4). Das Auftreten einer zweiten Teilgeneration wurde für *Gerris lacustris* in Mittel- und Nordeuropa von verschiedenen Autoren nachgewiesen (von Mitis 1937, Andersen 1973, Vepsäläinen 1974). Andersen (1973) wies darauf hin, dass in Freilandpopulationen die zu subitaner Fortpflanzung (d.h. ohne vorhergehende Diapause) bereiten Weibchen

durch hellere Pigmentierung der Thoraxsternite gekennzeichnet sind. Wir überprüften diesen Zusammenhang, indem wir unserer Population 14 hellbrüstige und 10 dunkelbrüstige Weibchen, die sich anfangs Juli zu Imagines gehäutet hatten, entnahmen und diese vorübergehend im Labor auf eine allfällige Eiablage prüften. Kein einziges der dunklen, jedoch 13 der 14 hellen Weibchen legten Eier ab. Subitanweibchen sind bei uns bis Mitte Juli zu erwarten. Später schlüpfen nur noch diapausepflichtige Weibchen, die, vorausgesetzt sie überleben, erst im kommenden Frühling mit der Eireifung und der

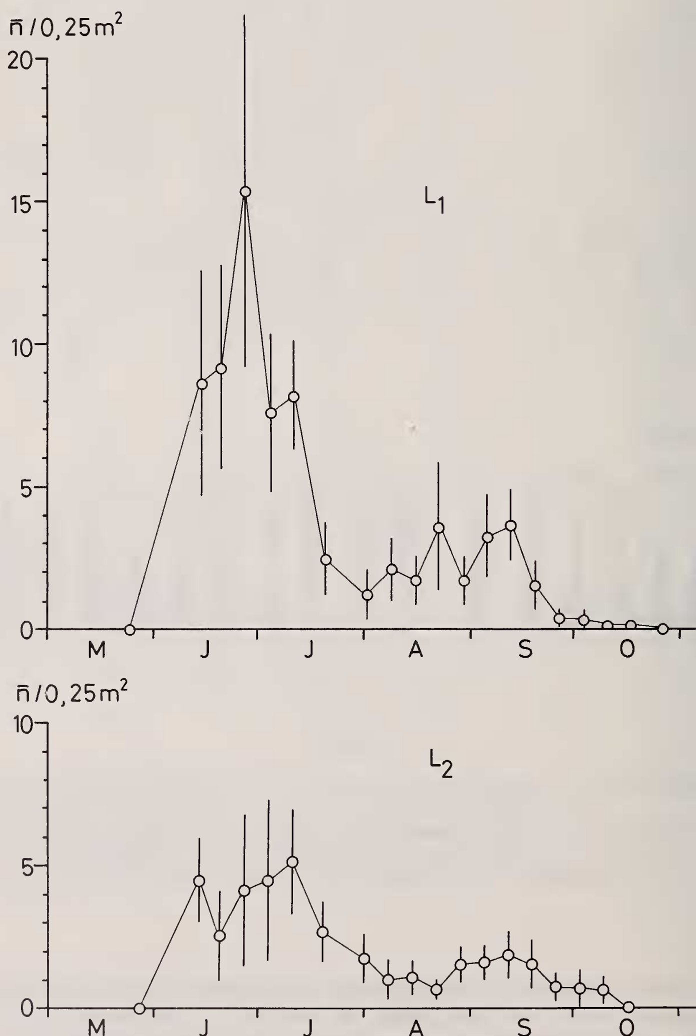
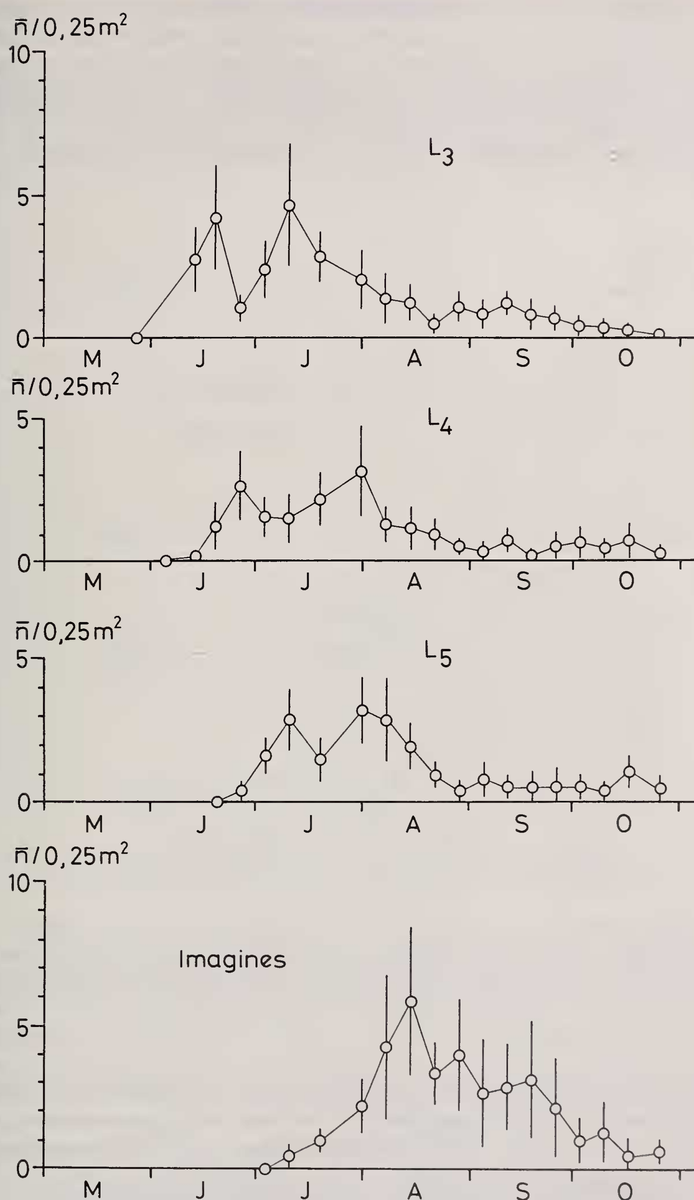


Abb. 3.

Mittlere stadienspezifische Dichten (n̄) pro Stichprobeneinheit (0,25 m²) und dazugehöriges 95%-Vertrauensintervall.



Eiablage beginnen (HAUSER 1982). Die Zahl der aufgrund der Thoraxpigmentierung identifizierten Subitanweibchen betrug 1979 30 (neben 774 diapausepflichtigen Individuen) und blieb damit in der Dichte hinter derjenigen der Elterngeneration zurück (maximale Dichte: ca. 60 Weibchen zwischen dem 19. April und dem 28. Mai; insgesamt besiedelten 99 Weibchen im Frühling 1979 den Untersuchungsteich).

Berücksichtigen wir für diese Subitanweibchen eine Reifezeit von einigen Tagen (HAUSER 1982) und für die Embryonalentwicklung 10 bis 14 Tage (VEPSÄLÄINEN 1973), so dürfen wir annehmen, dass spätestens ab Anfang August vorhandene L_1, ganz überwiegend zur 2. Sommer-(teil)-generation gehörten (Abb. 3: Dichtezunahme der L_1 Anfang August). Für die Berechnungen nach MANLY (1976) haben wir die Trennung der Generationen so vorgenommen, dass wir die vor dem 1. 8. erfassten L_1 zur ersten

ABB. 4.

Absolute Dichten der Frühlings- bzw. der Subitanweibchen. Die Dichte der Frühlingsweibchen wurde durch Fang-Markierung-Wiederfang-Untersuchungen ermittelt. Die Dichte der Subitanweibchen entnahmen wir den Wiederfangprotokollen.

und alle später beobachteten zur zweiten Sommergeneration zählten. Für die weiteren Larvenstadien war das Trennungskriterium die erneute Dichtezunahme nach dem Trennzeitpunkt für das jeweils vorhergehende Stadium (Tab. 2, Querstriche). Für die Imagines ist eine solche Trennung nicht möglich, da sich diese ca. 5 Wochen aktiv auf dem Teich aufhielten. Die wöchentlichen Stichproben der Imaginespopulation ergaben eine Zunahme der Anzahl neumarkierter Tiere und der geschätzten Zahl der „Geburten" (Imaginalhäutungen) zwischen dem 31. August und dem 5. September. Wir nahmen deshalb an, dass alle Individuen, die nach dem 31. August markiert wurden, zur zweiten Sommergeneration gehörten. Die Zusammensetzung der Imaginespopulation aus diesen Individuen und solchen, die früher markiert wurden, konnte aus den Wiederfangprotokollen ermittelt werden. Mit diesen Werten wurde die Dichtekurve für die Imagines in die beiden Teilgenerationen aufgeteilt (Tab. 2).

Die Schätzwerte für die drei Populationsparameter sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Zu den Ergebnissen:

1. Die Schätzwerte für alle fünf stadienspezifischen Überlebensraten der ersten Sommergeneration sind höher ausgefallen als die entsprechenden der zweiten (Abb. 5). Am deutlichsten ist der Unterschied für das zweite Larvenstadium. Erhöhter Kannibalismus kommt als mögliche Erklärung für diesen Unterschied

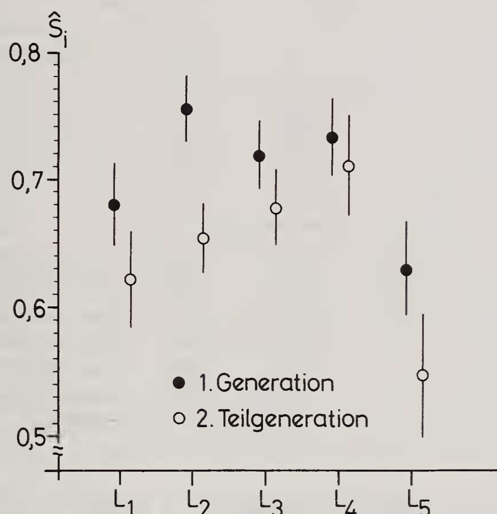


ABB. 5.

Stadienspezifische Überlebensraten
für die beiden Generationen ± geschätzter Standardfehler.

in Betracht (MATTHEY 1976*a*, *b*). Von den auf dem Wasser erschienenen L_1 erreichten 17 bzw. 11% das Imaginalstadium. Die Gesamtmortalität zwischen L_1 und Imago lag also irgendwo zwischen 80 und 90%. Über die Mortalität zwischen Ei und L_1 können wir keine Aussage machen. L_1 können nach dem Schlüpfen aus dem Ei u.U. nicht an die Wasseroberfläche gelangen und ertrinken; Eiprädation, Verpilzung usw. kommen als mögliche weitere Todesursache vor dem Erscheinen der L_1 auf der Wasseroberfläche in Frage (MATTHEY 1976*b*).

2. Die Dauer der einzelnen Stadien war für Larven der 2. Generation länger als für die der ersten, was bei der herbstlichen Temperaturabnahme auch zu erwarten ist. Die erhaltenen Werte stimmen recht gut mit denjenigen von VEPSÄLÄINEN (1973) und B. Grossen (pers. Mittlg.) an Laborzuchten ermittelten überein. B. Grossen beobachtete eine durchschnittliche Gesamtentwicklungsdauer von der L_1 bis zur Imago von 35 Tagen bei einer konstanten Temperatur von 20° C.

3. Die geschätzte Zahl der im Jahr 1979 auf dem Beobachtungsteich entstandenen Imagines (744/136) (Tab. 3) kann direkt mit derjenigen, die wir im Zusammenhang

TABELLE 3.

Schätzwerte für die stadienspezifischen Überlebensraten (S_i), die Stadiendauer (d_i) und die Zahl der Neueintritte in die einzelnen Stadien (N_i) pro 0,25 m². Diese wurde auf die ganze Teichfläche umgerechnet ($N_{tot} = 80 \times N_i$).

	$S_i \pm$ s.e.	d_i	N_i	N_{tot}	
L_1	0,68 ± 0,033	9,3	54,7	4376	1. Generation
L_2	0,76 ± 0,026	6,7	37,2	2976	D_1 = 36 Tage
L_3	0,72 ± 0,027	8,0	28,1	2248	D_2 = 49 Tage
L_4	0,73 ± 0,028	7,5	20,2	1616	**D** = 42,5 Tage
L_5	0,63 ± 0,037	11,1	14,8	1184	**k** = 0,95924
Im.	— —	—	9,3	744	bis 1.9. 647 Images markiert
L_1	0,62 ± 0,038	10,1	15,7	1256	2. Teilgeneration
L_2	0,65 ± 0,027	9,0	9,8	784	D_1 = 46 Tage
L_3	0,68 ± 0,031	8,3	6,4	512	D_2 = 49 Tage
L_4	0,71 ± 0,043	7,3	4,4	352	**D** = 47,5 Tage
L_5	0,55 ± 0,051	12,8	3,1	248	**k** = 0,95419
Im.	— —	—	1,7	136	nach 31.8. 157 Imagines markiert

mit den intensiven wöchentlichen Stichproben der Imagines und deren individueller Markierung ermittelten (647/157), verglichen werden. Schätzwert und Zählung stimmen für beide Generationen erstaunlich gut überein, was unser Vertrauen in die angewandte Schätzmethode festigt.

DISKUSSION

Die in unserer Untersuchung angewandte, von KIRITANI & NAKASUJI 1967 entwickelte und von MANLY 1976 ausgebaute Schätzmethode ist bis heute nur selten benutzt worden, um Überlebensraten, Stadiendauer und die Zahl der Neueintritte in die einzelnen Stadien zu ermitteln. Diese Methode gilt als verhältnismässig einfach und zuverlässig (SOUTHWOOD 1978). Ihre Anwendung ist jedoch nur unter den folgenden zwei, ziemlich restriktiven, Voraussetzungen erlaubt:

1. Die tägliche Überlebensrate muss für alle Stadien konstant und gleich sein.
2. Alle Stadien müssen mit derselben Wahrscheinlichkeit gefangen werden.

In Laborkulturen sind die täglichen Überlebensraten annähernd konstant (B. Grossen pers. Mittlg.). MANLY gibt zudem an, dass kleinere Variationen in der täglichen Überlebensrate die Ergebnisse nur unwesentlich beeinflussen (MANLY 1976). Die Schätzwerte für die Stadiendauer und die stadienspezifischen Neueintritte hängen jedoch wesentlich von der Schätzung dieser täglichen Rate ab. Werden anstelle unserer mittleren Entwicklungsdauer **D** die beiden Schätzwerte D_1 und D_2 einzeln verwendet, so ergeben

sich für die Stadiendauern Unterschiede von ± 1,5 Tagen. Die geschätzte Zahl der Neueintritte in das Imaginalstadium verändert sich dementsprechend um ± 120 Tiere. Trotz des grossen Unterschiedes von 13 Tagen zwischen D_1 und D_2 sind die Schätzwerte nur wenig verschieden. Die Methode nach KIRITANI & NAKASUJI kann deshalb durchaus verwendet werden, wenn die tägliche Überlebensrate annähernd zuverlässig geschätzt werden kann. Allgemeinere Methoden, wie sie von SOUTHWOOD (1978) beschrieben werden, können nur verwendet werden, wenn neben den Dichteschätzungen weitere Zusatzinformationen in das Schätzmodell gesteckt werden; die Berechnungen sind zudem nur durch eine Datenverarbeitungsanlage durchführbar. Die Wahl der Methode nach KIRITANI & NAKASUJI schien deshalb durchaus gerechtfertigt. Die verwendete Quadratfangmethode umgeht die Schwierigkeiten, die auftreten, wenn Larven durch Netzfänge, d.h. in erster Linie auf Sicht gefangen werden. SPENCE (1980) benutzte die absoluten Dichtewerte, die er durch Quadratfänge erhielt, um seine „timed-catch samples" also relative Werte in absolute Dichten umzurechnen.

Die Trennung der beiden Generationen ist für die ersten drei Larvenstadien mehr oder weniger durch die Dichtekurven vorgegeben. Frühere Trennzeitpunkte als die verwendeten kommen kaum in Frage und könnten nur schlecht begründet werden. Für die folgenden Stadien können allenfalls spätere Daten verwendet werden. Die Unterschiede in den stadienspezifischen Überlebensraten zwischen den beiden Generationen würden dadurch nur noch vergrössert (die beiden anderen Parameter würden sich dementsprechend ebenfalls verändern). Eine Trennung ist an sich immer künstlich, da sich die beiden Teilgenerationen überlappen. Da jedoch nur die Flächen unter den Dichtekurven berechnet werden müssen und die stadienspezifischen Dichten im Überlappungsbereich klein sind, kann die Überlappung durchaus vernachlässigt werden. Die von uns gewählten Trennzeitpunkte sind durch Vergleichsinformationen abgestützt und scheinen daher plausibel.

Das Vorhandensein junger Larvenstadien noch spät im Jahr wurde in früheren Publikationen entweder durch eine Ei-Diapause (DARNHOFER-DEMAR 1973) oder durch eine, auf niedrige Temperaturen zurückzuführende, Entwicklungsverlängerung (MATTHEY & FIORA 1979) zu erklären versucht. Für das Vorkommen einer Ei-Diapause gibt es unseres Wissens keinerlei experimentellen, oder durch zweifelsfreie Beobachtungen abgestützte Beweise. Die Befunde von MATTHEY & FIORA lassen auch eine andere als die von den Autoren gegebene Deutung zu. Da in den Torfmooren von Les Pontins die ersten Imagines der Sommergeneration schon Ende Juni/anfangs Juli auftraten, scheint es wahrscheinlich, dass sich 1976 unter ihnen auch zu subitaner Fortpflanzung befähigte Individuen befanden. Gelten die hohen Eizahlen, die die Autoren bei im Labor gehaltenen Weibchen der Frühlingsgeneration fanden, auch für die subitanen der Sommergeneration, so genügten ganz wenige von diesen, um den hohen Anteil an Junglarven im September zu produzieren. Hauser (unpubl.) erhielt 1981 von 5 Subitanweibchen von *Gerris lacustris*, die er in einem Becken im Freien hielt, in der Zeit vom 14. 7. bis 11. 9. 1500 Larven des ersten Stadiums. Diese wurden fortlaufend am Tage nach dem Schlüpfen auf dem Herkunftsteich der Eltern, der frei von fortpflanzungsfähigen Imagines war, ausgesetzt. In der Periode vom 19. 8. bis zum 29. 10. entwickelten sich aus diesen Larven 230 Imagines. Dies entspricht einer Gesamtüberlebensrate von L_1 bis zur Imago von 15% bzw. einer Sterberate von 85%, was in ausgezeichneter Übereinstimmung mit den geschätzten Werten ist. Mit SOUTHWOOD (1978) können wir deshalb schliessen: „It is reasonable to claim that when there is agreement with other estimates, by other methods made simultaneously or sequentially, this substantially increases the probability that the true value lies close to the estimates".

Zusammenfassung

Auf einem kleinen Teich des Zoologischen Instituts der Universität Bern wurde die Dichte der fünf Larvenstadien des Wasserläufers *Gerris lacustris* über die ganze Aktivitätsperiode des Jahres 1979 hinweg mit Hilfe der Quadratfangmethode geschätzt.

Der Kruskal-Wallis-Test (ein verteilungsunabhängiges Analogon zu einer Varianzanalyse) ergab für die meisten Sammeldaten keine Hinweise auf ein stadienspezifisches Verteilungsmuster der Larven auf dem Gewässer. Die grössten Gesamtlarvendichten wurden zwischen Mitte Juni und Mitte Juli registriert. Im August war ein deutlicher Rückgang zu verzeichnen, gefolgt von einem erneuten Anstieg im September, was auf das Auftreten einer partiellen zweiten Generation hinweist. Wir konnten nachweisen, dass tatsächlich ein Teil der frühesten Weibchen der ersten Sommergeneration sich unmittelbar fortpflanzte; der grösste Teil hingegen ging ohne sich reproduziert zu haben in Diapause. Die Population war also partiell bivoltin.

Gestützt auf die stadienspezifischen Dichtekurven wurden die Larven (etwas willkürlich) der ersten bzw. der zweiten Sommergeneration zugeteilt. Für die beiden Gruppen wurden nun die stadienspezifischen Überlebensraten berechnet. Diese waren für die erste Generation etwas höher als für die zweite (Teil-) Generation. Die Gesamtmortalität betrug für die Larven (ab L_1 bis Imago) der ersten Sommergeneration 83% und für diejenigen der zweiten Sommergeneration 89%. Über die Mortalität zwischen Ei und beobachtbarem ersten Larvenstadium können wir keine Aussage machen. Aufgrund der errechneten stadienspezifischen Überlebensraten liessen sich Schätzungen für die Stadiendauer und die Zahl der Rekrutierungen in die einzelnen Stadien (inkl. Imagines) ermitteln.

Die für die Schätzmethode notwendigen Annahmen werden kurz diskutiert.

LITERATUR

Andersen, N. M. 1973. Seasonal Polymorphism and Developmental Changes in Organs of Flight and Reproduction in Bivoltine Pondskaters (Hem. Gerridae). *Ent. scand.* 4: 1-20.

Brinkhurst, R. O. 1966. Population dynamics of the large pondskater *Gerris najas* DeGeer (Hemiptera-Heteroptera). *J. Anim. Ecol.* 35: 13-25.

Darnhofer-Demar, B. 1973. Zur Populationsdynamik einer univoltinen Population von *Gerris lacustris* (L.) (Heteroptera, Gerridae). *Zool. Anz.* (3/4) 190: 189-204.

Fox, L. R. 1975. Some demographic consequences of food shortage for the predator, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology* 56: 868-880.

Hauser, R. 1982. Untersuchungen zu Flügelpolymorphismus und Voltinismus von *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Revue suisse Zool.* 89: 903-917.

Kiritani, K. and F. Nakasuji. 1967. Estimation of the stage-specific survival rate in the insect population with overlapping stages. *Res. Popul. Ecol.* IX: 143-152.

Manly, B. F. J. 1976. Extensions to Kiritani and Nakasuji's method for analysing insect stage-frequency data. *Res. Popul. Ecol.* 17: 191-199.

Matthey, W. 1976*a*. Observations sur l'écologie de *Gerris remigis* Say (Heteroptera): durée du développement larvaire et colonisation des différents types d'étangs dans les Montagnes Rocheuses canadiennes (Alberta). *Revue suisse Zool.* 83: 405-412.

— 1976*b*. Etude des facteurs de mortalité dans une population de *Gerris remigis* Say (Heteroptera). *Bull. Soc. ent. Suisse* 49: 259-268.

— 1981. Observations sur *Gerris lateralis* Schumm. (Het., Gerridae) dans les tourbières du Haut-Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. ent. Suisse* 54: 333-339.

MATTHEY, W. et M. FIORA. 1979. Contribution à l'étude entomologique de la tourbière des Pontins: observations sur les Hétéroptères aquatiques de surface, et plus particulièrement sur le genre *Gerris*. *Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.* 102: 23-30.

MITIS, H. von 1937. Ökologie und Larvenentwicklung der mitteleuropäischen *Gerris*-Arten (Heteroptera). *Zool. Jb. Syst.* 69: 337-372.

PIELOU, E. C. 1974. Population and Community Ecology: Principles and Methods. *Gordon and Breach Science Publ., New York*. viii + 424 pp.

SOKAL, R. R. and F. J. ROHLF. 1981. Biometry. *Freeman & Company, San Francisco*, xviii + 859 pp. 2nd ed.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. Ecological Methods with particular reference to the study of Insect Populations. *Chapman and Hall, London*, xxiv + 524 pp. 2nd ed.

SPENCE, J. R. 1980. Density estimation for water-striders (Heteroptera: Gerridae). *Freshwater Biol.* 10: 563-570.

SPENCE, J. R. and G. G. E. SCUDDER. 1980. Habitats, life cycles, and guild structure among water striders (Heteroptera: Gerridae) on the Fraser Plateau of British Columbia. *Can. Ent.* 112: 779-792.

SPENCE, J. R., D. H. SPENCE, and G. G. E. SCUDDER. 1980. The effects of temperature on growth and development of water strider species (Heteroptera: Gerridae) of central British Columbia and implications for species packing. *Can. J. Zool.* 58: 1813-1820.

VEPSÄLÄINEN, K. 1971. The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* population (Gerridae, Heteroptera) in South Finland. *Ann. Acad. Sci. fenn. A, IV Biologica* 183: 1-25.

— 1973. Development Rates of Some Finnish *Gerris* Fabr. Spencies (Het. Gerridae) in Laboratory Cultures. *Ent. scand.* 4: 206-216.

— 1974. The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae). *Acta Zool. fenn.* 141: 1-73.

VEPSÄLÄINEN, K. and O. JÄRVINEN. 1974. Habitat utilization of *Gerris argentatus* (Het. Gerridae). *Ent. scand.* 5: 189-195.